Arthropoda Selecta 4 (3/4): 51-60

Размерный половой диморфизм ("карликовость самцов") у пауков: обзор проблемы

Size sex dimorphism ("male dwarfism") in spiders: a review of the problem

К.Г. Михайлов
K.G. Mikhailov

Зоологический музей МГУ, ул. Герцена 6, Москва К-9 103009 Россия.
Zoological Museum of the Moscow State University, Herzen str.6, K-9 Moscow 10309 Russia.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: размерный полиморфизм, половой диморфизм, пауки, карликовые самцы.
KEY WORDS: size polymorphism, sex dimorphism, spiders, dwarf males.

РЕЗЮМЕ: Представлен обзор проблемы размерного полового диморфизма у пауков, наиболее ярко выраженного в семействе Araneidae. Карликовостью называется уменьшение длины тела самца по сравнению с длиной тела самки более чем в два раза. Согласно Б. Мэйн [Main, 1990] и другим исследователям, выделено 6 положительных следствий миниатюризации самцов у пауков. Показана неубедительность теории каннибализма со стороны самок и недостаточность теории внутриполовой конкуренции. Обсуждаются проблемы регуляции линьки и жизненного цикла пауков. Предполагается, что изменчивость размеров и жизненного цикла пауков представляет адаптацию, направленную на 1) переживание возможных неблагоприятных климатических условий, 2) предотвращение скрещивания "сиблингов" и 3) поддержание биологической целостности таксона. Введено понятие адаптивной дестабилизации, характерной не для всей, а только для части популяции. Адаптивная дестабилизация поддерживает широту нормы реакции и не ведет к образованию новых таксонов.

ABSTRACT: Review of a problem of size sex dimorphism in spiders mostly expressed in Araneidae is given. Dwarfism is defined as decreasing in male body length more than two times comparatively with female one. After B. Main [1990] and others, six positive consequences of male miniaturization are drawn. Female cannibalism theory arrears to be inconvincing because of the absence of direct correlation between sex dimorphism and sex cannibalism, whereas intersex competition theory seems to be insufficient. Some other viewpoints (selection in marginal habitats, adaptation to flooding etc.) are discussed. Problems of moulting regulation and life cycle of spiders are duscussed. Size and life cycle variability is supposed to be an adaptation directed to 1) persistence in possible infavourable climate conditions, 2) prevention of crossing between siblings, 3) support of biological integrity of certain taxa. Concept of adaptive destabilization peculiar to a part, not to a total population is introduced. Adaptive destabilization supports width of norm of reaction and doesn't lead to a speciation. True speciation is actually a destabilization of the entire norm of reaction.

Введение

Проблема размерного полиморфизма у членистоногих издавна привлекает к себе внимание зоологов — как минимум, начиная с классических исследований Ч. Дарвина [1936] по усоногим ракообразным. Особенный интерес вызывает половой диморфизм и внутриполовой полиморфизм, выражающийся в миниатюризации ("карликовости") самцов. Последнее явление описано у паукообразных (см. ниже), ракообразных (наиболее ярко у мешкогрудых раков [Вагин, 1976]) и насекомых.

Настоящая работа обзорно-проблемного характера посвящена карликовости самцов у пауков. Она ставит своей целью заполнить информационный пробел в отечественной литературе, особенно досадный ввиду множества зарубежных публикаций. Надеюсь, что изложеннные ниже материалы и рассуждения будут способствовать расширению поля деятельности российских арахнологов, до сих пор ограниченных систематико-фаунистическим и синэкологическим направлениями.

Большинство приведенных здесь примеров по биологии пауков относится к так называемому "аранеоидному комплексу" (11 семейств в надсемействе Araneoidea [по: Coddington, Levi, 1991], в т.ч. Araneidae, Linyphiidae и Theridiidae; семейство Araneidae включает подсемейства Araneinae, Argiopinae, Nephilinae и Gasteracanthinae). Именно у этих форм, строящих постоянную ловчую паутину, отмечено большинство случаев миниатюризации самцов. У других строящих сети пауков — фольцид (семейство Pholcidae) и воронковых пауков (Agelenidae) — мелкие самцы не отмечены. Примеры по бродячим паукам немногочисленны. Все упомянутые в тексте виды пауков, семейство которых не указано, относятся к Araneidae.

Ввиду очень слабой изученности биологии пауков (конкретные цифры можно найти ниже) все рассуждения и выводы, приведенные в данном обзоре, являются предварительными и направлены в первую очередь на привлечение интереса к самой проблеме.

Пользуясь случаем, приношу благодарность коллегам по Зоомузею за доброжелательное обсуждение моей работы.

Полиморфизм у пауков. Понятие карликовости

Помимо различий в строении гениталий, длине (а иногда и форме) ног, величине хелицер, форме головогруди и окраске, половой диморфизм у пауков проявляется в некотором и подчас значительном уменьшении размеров тела самца по сравнению с самкой. Для позвоночных животных, особенно проявляющих полигинию, характерно скорее обратное соотношение [Мэйнард Смит, 1981] с. 239-240), наиболее типичное для млекопитающих. На птицах показано влияние полиандрии на уменьшение размеров самцов [Rijn, 1984], хотя данные, полученные по паукам, не позволяют вынести аналогичного заключения [Watson, 1991]. У пауков также известны случаи полиандрии (подсемейство Gasteracanthinae в Araneidae [Robinson, Robinson, 1978], *Linyphia litiginosa* в Linyphiidae [Watson, 1991; и др.]), а некоторым мигаломорфным паукам, напротив, свойственна строгая моногамия [Main, 1990].

Кроме полового диморфизма, пауки характеризуются и иными типами полиморфизма. Например, размерные классы описаны как для сообществ пауков в целом [Ruzicka, 1985], так и для отдельных видов пауков (*Coelotes* spp., Agelenidae [Segers, Maelfait, 1988, 1990], *Nephila clavipes* [Vollrath, 1980a]. Выделенные по ширине головогруди классы *Coelotes terrestris* и *C. inermis* интерпретируются как результаты размерной дифференциации между потомками ранней и поздней генерации. Остается неисследованным вопрос о зависимости изменчивости (в частности, размерной) пауков от их филогенетического возраста или примитивности/продвинутости. Работа, проведенная на насекомых, допускает различные трактовки [Шпет, Иванько, 1940].

Генетические механизмы полиморфизма у пауков, как и у большинства животных [Креславский, 1993], остаются неизвестными. При попытках установить генетическую основу дискретной изменчивости жизненного цикла *Neriene marginata* (=*radiata*, семейство Linyphiidae) получены отрицательные результаты [Wise, 1987]. Есть и положительные данные, полученные на цветных морфах *Enoplognatha ovata* (семейство Theridiidae [Oxford, 1983]).

Наиболее известный тип размерного полиморфизма — миниатюризация самцов (см. таблицу), крайние случаи которой называют карликовостью. Следует, однако, различать степень проявления полового диморфизма у пауков. У подавляющего большинства форм самцы в 1,25-2,00 раза меньше, чем самки по длине тела, имеют более длинные ноги и более короткий жизненный цикл. Половозрелые самцы подчас живут несколько недель и практически не питаются, или же используют более примитивные способы охоты [Yeargan, 1994], питаются объедками, остающимися после питания самки, а иногда даже уступают добычу самке [Eberhard, Briceño, 1983]. Эти более или менее нормальные проявления полового диморфизма имеют вполне определенный биологический смысл (см. ниже) и поэтому вполне объяснимы.

Карликовостью назовем уменьшение длины тела самца по сравнению с длиной тела самки более чем в 2 раза. Наиболее ярко тенденция к уменьшению размера самцов выражена в семействе Araneidae (см. таблицу). Длина тела самца составляет 0,10-0,25 длины тела самки в подсемействе Nephilinae, 0,20-0,45 в Argiopinae и 0,50-0,97 в Araneinae [Elgar, 1991; и др.]. В подсемействе Gasteracanthinae соотношение по длине головогруди в среднем составляет 0,61 [Elgar et al., 1990]; тем не менее, мелкие самцы и здесь широко представлены.

В зарубежной литературе существует две основные теории, объясняющие происхождение этого явления — теория каннибализма со стороны самок [Elgar et al., 1990; Elgar, 1991, 1992] и теория внутриполовой конкуренции [Vollrath, Parker, 1992]. Критическое изложение этих и некоторых других теорий — предмет первой части настоящей работы. Однако, трактуя явление только с популяционно-генетической и селекционистской точек зрения, названные теории оставляют в стороне другую сторону вопроса — саму возможность изменения размера, связанную с изменением числа линек. Обсуждению жизненных циклов пауков и нормы их реакции по числу линек, а также физиологической стороне проблемы, посвящена вторая часть работы.

Общие преимущества малого размера самцов пауков

Основное направление эволюции пауков, особенно аранеоидного комплекса — миниатюризация, уменьшение размеров тела [Levi, 1980].

Каков же биологический смысл миниатюризации именно самцов? Следуя, с небольшими изменениями, Б. Мэйн [Main, 1990], мы насчитываем как минимум 6 положительных следствий.

1. Самцы пауков, как и большинства животных, активно разыскивают самок. Малый размер способствует расселению самцов пауков по воздуху на летающих паутинках, что, возможно, полезно при поиске полового партнера. С другой стороны, более крупные мигрирующие самцы должны лучше выживать [Vollrath, 1980a], так что к облигатно бродячим формам это положение не относится.

2. Мелкие самцы, как правило, быстрее развиваются и достигают половой зрелости, поэтому их смертность должна быть ниже, чем у более крупных. У пауков родов *Mastophora* (Araneidae) и *Tidarren* (Theridiidae) самцы проходят последнюю линьку еще в яйцевом коконе. Мелкие самцы пауков рода *Argiope* становятся половозрелыми в VI-VII, а самки в XIII-XV возрасте [Robinson, Robinson, 1978a]; самцы *Nephila* претерпевают вдвое меньше линек, чем самки [Bonnet, 1930; и др.]. Хотя в целом по крайней мере для пауков аранеоидного комплекса отмечена тенденция к сокращению жизненного цикла и самцов, и самок [Craig, 1987].

3. Кратковременность жизни самцов ("посткопуляционное самоубийство" [Main, 1990]) предотвращает возможность их спаривания с собственным потомством и вторичное осеменение той же самки, что невыгодно с чисто генетической точки зрения. В лабораторных условиях показано, что самцы *Latrodectus mactans* (Theridiidae) способны к осеменению нескольких самок [Breene, Sweet, 1985]. Голодные самцы *Nephila clavipes*, помещаемые в сеть самки и поставленные перед выбором между питанием и спариванием, предпочитают последнее, даже будучи лишенными пищи длительное время [Cohn, Christensen, 1987]. При этом

инбридинг у некоторых пауков-аранеид отмечен, и именно у форм с карликовыми самцами [Vollrath, 1980b]. С другой стороны, для колониальных и семейных групп ряда пауков показана полезность инбридинга (краткий обзор см. [Main, 1990]).

4. Самец должен погибнуть как можно быстрее после спаривания: из-за повреждения эмболюса он далеко не всегда способен к вторичному осеменению и является помехой для других самцов [Мариковский, 1956, с. 164].

5. Карликовые самцы могут, по-видимому, играть роль временных клептопаразитов в сети самки [Robinson, Robinson, 1978a]. Таким образом они обеспечивают себе питание, поедая мелкую добычу и не составляя при этом конкуренции самке [Downes, 1981]. Любопытно, что у клептопаразитических пауков рода *Argyrodes* (семейство Theridiidae), оба пола которых живут в сетях других пауков (в основном Araneidae), самцы даже несколько крупнее самок [Elgar, 1993].

Но карликовость не является необходимым признаком "паразитизма" у пауков; например, самцы крестовиков изредка способны "паразитировать" и в сети более мелких самок пауков-линифиид [Polesny, 1988]. Вообще случаи "паразитизма" в сетях у пауков многочисленны, вплоть до "агрессивной мимикрии" и поедания хозяина [Jackson, Wilcox, 1990; и др.].

6. Чем большего размера самка, тем больше яиц она производит. Суммарная суточная продукция яиц у самок тропических кругопрядов составляет 5-10 % от их веса [Eberhard, 1979]. Кроме того, увеличение размера самки помогает ей в борьбе за выбор места постройки ловчей сети (web site): конкуренция по этому фактору бывает очень сильна [Vollrath, 1980a]. С некоторой долей образности можно говорить о компенсаторном увеличении размеров самки по сравнению с самцом.

Теория каннибализма со стороны самок

По сильно заниженным данным, половой каннибализм отмечен у 50 из примерно 35 тысяч видов пауков [Elgar, 1992]. Предполагается, что самки пауков, поедая самцов до, во время и после спаривания ("альтернативная репродуктивная тактика" [Christensen, 1984]), ведут активный отбор на уменьшение размера тела последних. Особое значение придается прекопуляционному каннибализму [Elgar, 1992]. Утверждают, что самец паука рода *Nephila* (подсемейство Nephilinae) настолько мелок (до 1/10 длины тела самки [Elgar, 1991] и ее веса [Robinson, Robinson, 1978a]), что самка просто не воспринимает его как добычу. Этому предположению, правда, вроде бы противоречит то обстоятельство, что мелкие самцы *Araneus diadematus* подвергаются большему риску каннибализма, чем более крупные [Elgar, Nash, 1988]; но в подсемействе Araneinae соотношение размеров самца и самки иное (см. ниже).

Роль полового каннибализма как будто подтверждают и другие способы избегания самцом самки. У многих видов пауков выражено более раннее созревание самца, чем самки, и последующая охрана самцом неполовозрелой самки ([Robinson, 1982], краткий перечень работ см. также [Eubanks, Miller, 1993, p. 163]) происходит, по-видимому, с целью как можно более раннего спаривания, когда самка еще не активна[1]. Так, самка *Nephila clavipes* участвует в копуляции либо в течение 2 дней сразу после линьки, либо значительно позднее, притом только в моменты поедания добычи [Christensen et al., 1985]. Последняя особенность характерна и для европейских *Meta* [Blanke, 1974]. И среди ювенильных, и среди половозрелых самок отмечены случаи поедания самцов. У *Araneus suspicax* самки поедают до 12% самцов [Ramousse, 1990], а у бродячего паука *Dolomedes fimbriatus* (Dolomedidae) уровень прекопуляционного каннибализма составляет 6,6 % [Arnquist, 1993]. Чтобы избежать поедания, самцы *Latrodectus mactans* во время ухаживания и спаривания пространственно дезориентируют самку в ее собственной сети [Breene, Sweet, 1985]. Но реакция избегания самки после спаривания выражена не у всех самцов пауков и отсутствует, например, у *Argiope aemula* [Sasaki, Iwahashi, 1991; Elgar, 1992] и в значительной степени у каракурта *Latrodectus mactans tredecimguttatus* [Мариковский, 1956, с. 162], а также у других видов *Latrodectus* [Elgar, 1992]. Более того, Сасаки и Ивахаси, а также Элгар рассматривают этот факт как подтверждение взгляда, что половой каннибализм является крайним выражением "брачного пиршества" (nuptial feeding, nuptial gift) самки — частью вклада самца в развитие будущего потомства (см. также [Newman, Elgar, 1991]).

Детальные исследования жизненного цикла *Nephila clavipes* [Vollrath, 1980a, 1987; Christensen, 1990] показали, что в популяциях этого вида встречаются как мелкие, так и более крупные самцы, причем соотношение размерных классов очень изменчиво. Будучи факультативно бродячими формами, крупные самцы лучше выживают при перемещениях в поисках самки; точнее, в наилучшей ситуации оказываются самцы среднего размера, затем крупного, тогда как мелкие формы попадают в наихудшее положение [Vollrath, 1987]. Несмотря на то, что репродуктивный успех крупных самцов выше [Christensen, Goist, 1979; Higgins, 1992], они немногочисленны. Мелкие самцы получают преимущество при раннем заселении в сеть неполовозрелой самки [Vollrath, 1980a]. Аналогичные данные по изменчивости размеров самцов известны для *N. clavata* [T. Miyashita, 1991]. Крупные и мелкие самцы обнаружены также у норных мигаломорфных пауков семейства Nemesiidae (С.Л. Зонштейн, личное сообщ.). Так что отбор не всегда полностью уничтожает более крупных самцов и даже может им благоприятствовать.

По-видимому, степень выраженности полового диморфизма зависит от типа спаривания. Так, пауки подсемейств Araneinae, Argiopinae (частично) и Gasteracanthinae и семейства Tetragnathidae спариваются на особых паутинных нитях ("mating threads"), сооружая их вне или внутри (Argiopinae) сети, тогда как у Nephilinae и части Argiopinae спаривание происходит в центре сети [Robinson, Robinson, 1978b]. В первом случае большое значение имеют размеры ног самца: чем они длиннее, тем легче манипулировать самкой, привести ее в "положение спаривания", т.е. вывести из центра сети на отдельную нить и придать ей висячее положение [Elgar, Nash, 1988]. Кроме того, самец лучше предотвращает нападение самки, находясь на безопасном расстоянии [Robinson, Robinson, 1978b]. С

[1]С другой стороны, заселение самца в сеть самки как можно раньше — следствие конкуренции между самцами (см. след. раздел).

Таблица. Размерный половой диморфизм (мм) у различных пауков (по Elgar, 1991, 1993, также промеры по Тыщенко, 1971, Levi, 1978).
Table. Size sex dimorphism(in mm) in different spiders (after Elgar, 1991, 1993, also dimensions in Тыщенко, 1971, Levi, 1978).

Экологическая группа, семейство, вид	Длина тела самца/Длина тела самки=отношение
Тенетники	
а) аранеоидный комплекс	
Araneidae	11.03/4.85=2.27
Nephilinae	
Nephila clavipes	25.0/6.0=4.2
N. edulis	22.0/5.0=4.4
N. maculata	43.0/5.0=8.6
N. pilipes	40.0/4.5=8.9
N. senegalensis	26.7/4.6=5.8
Nephylengys malabarensis	16.7/4.8=3.5
Argiopinae	
Argiope aemula	22.0/4.5=4.9
A. aetherea	14.0/5.0=2.8
A. argentata	16.0/4.0=4.0
A. aurantia	22.0/5.5=4.0
A. bruennichi	15.0/4.5=3.3
A. flavipalpis	14.0/5.5=2.6
A. floridae	16.0/4.5=3.6
A. lobata	13.5/4.0=3.4
A. ocyaloides	9.0/4.0=2.3
A. picta	19.0/5.5=3.5
A. reinwardti	18.0/4.5=4.0
A. radon	18.0/6.0=3.0
A. savignyi	14.0/3.5=4.0
Gea eff	6.6/3.0=2.2
Araneidae	
Araneus diadematus	12.0/8.0=1.5
A. marmoreus	12.5/8.0=1.6
A. quadratus	13.0/7.0=1.9
Araniella cucurbitina	7.0/5.3=1.3
Cyclosa caroli	6.0/3.0=2.0
C. insulana	6.5/3.5=1.9
Eriophora fuliginea	30.0/29.0=1.0
E. transmarina	22.0/16.0=1.4
Neoscona adiantum	6.0/4.5=1.3
“Parawixia” mammilana	12.0/7.0=1.7
Scoloderus cordatus	5.0/3.2=1.6
Gasteracanthinae	26.7/4.6=5.8
Gasteracantha cancriformis	7.2/2.3=3.1
Micrathena funebris	6.6/4.1=1.6
M. gracilis	8.9/4.7=1.9
M. mitrata	5.4/3.4=1.6
M. sagittata	7.0/5.1=1.4
Linyphiidae	3.79/3.22=1.18
Tetragnathidae	7.46/5.42=1.38
Theridiidae	5.75/3.85=1.49
Uloboridae	5.47/3.74=1.46
б) прочие	13.5/4.0=3.4
Agelenidae	10.62/9.11=1.17
Dictynidae	4.78/3.74=1.28
Pholcidae	4.33/4.33=1.00
Засадчики	18.0/6.0=3.0
Philodromidae	10.00/8.00=1.25
Thomisidae	7.77/4.33=1.79
Активные охотники	
Clubionidae	7.69/6.44=1.19
Gnaphosidae	11.89/10.04=1.18
Lycosidae	7.36/6.15=1.20
Salticidae	5.50/4.76=1.16

эволюционной точки зрения в семействе Araneidae наблюдается переход от контактного ухаживания самца за самкой к более безопасным вибрационным сигналам (там же).

Анализ взаимосвязи полового диморфизма (по общему размеру тела и длине ног), полового каннибализма и ухаживания у 249 видов из 36 родов Araneinae, Gasteracanthinae и Tetragnathidae [Elgar et al., 1990] показал, что у Araneinae степень проявления размерного полового диморфизма обратно пропорциональна длине ног самца, но не самки. Здесь налицо результат отбора, ведущегося при половом (пре- и посткопуляционном) каннибализме со стороны самок. Самца могут спасти либо длинные ноги, либо малый рост. Аналогичная закономерность не действует в Gasteracanthinae, поскольку в этой группе представлены настоящие

карликовые самцы, более редкие в Araneinae. В целом, наименьший относительный размер тела самца отмечен при спаривании в центре сети, наибольший — на нити [Elgar, 1991]. Дополнительным подтверждением роли ног для самца является аллометрический рост пауков: с возрастом ноги растут быстрее головогруди [Juberthie, 1955].

С другой стороны, у бродячего паука *Cupiennius getazi* длина ног и вес тела самца важны в ритуализированных схватках между самцами за самок [Schmitt et al., 1992]. Более крупные самцы *Nephila clavipes* также получают известное преимущество в борьбе за самку [Vollrath, 1987, ср. также 1980a].

В целом, теория полового каннибализма вызывает много возражений. Странным выглядит утверждение о том, что самка не воспринимает очень мелкого самца как добычу. Согласно новейшим исследованиям, до 80% общего объема добычи *N. clavata* составляют членистоногие размером ≤2 мм [T. Miyashita, 1992]), В. Нентвиг [Nentwig, 1985] приводит 60-70% для *Nephila* и *Argiope*. Длина же самца *Nephila* колеблется у разных видов от 3 до 5, изредка 6 мм, *Argiope* — 3-6 мм [Elgar, 1991]. У большинства других аранеид (например, в подсемействе Araneinae) самец примерно вдвое меньше самки по размеру. А незначительное уменьшение размеров тела самца ведет к тому, что самка воспринимает его как добычу и нападает (показано для Araneidae [Elgar, Nash, 1988] и Agelenidae [Singer, Riechert, 1991]).

Наконец, анализ 26 семейств пауков показал отсутствие прямой корреляции между половым диморфизмом и половым каннибализмом [Elgar, 1992].

Таким образом, теорию полового каннибализма, несмотря на всю ее привлекательность, следует признать неубедительной. Даже сторонники этой теории признают, что "соотношение между половым каннибализмом и половым диморфизмом скорее может быть более сложным" [Elgar, 1991, p. 444].

Теория внутриполовой конкуренции

Согласно популяционно-генетической теории Р. Фишера [Fischer, 1956, p. 158-160], соотношение полов принималось исходным 1:1, а его смещения ad hoc объясняли смертностью неполовозрелых особей ("теория жизненного цикла", или life-history theory, по [Vollrath, Parker, 1992]). Недавно выяснено, что у ряда колониальных форм пауков исходное соотношение полов сдвинуто в пользу самок [Buskirk, 1981; Vollrath, 1986; Aviles, Maddison, 1991; Rowell, Main, 1993] и не меняется с возрастом [Rowell, Main, 1993]. Аналогичные результаты получены и на одиночной форме из семейства Linyphiidae — *Pityohyphantes phrygianus* [Gunnarsson, Andersson, 1992].

По мнению авторов недавно выдвинутой теории внутриполовой конкуренции [Vollrath, Parker, 1992], карликовость самцов — прямой результат дифференциального вымирания именно половозрелых особей, ведущего к нарушению соотношения полов у пауков. Смертность взрослых самцов *Nephila clavipes* даже выше, чем у неполовозрелых особей того же вида, и этот показатель не зависит от плотности популяции. Повышенная смертность именно самцов несомненно связана с их факультативно-бродячим — до обнаружения самки — образом жизни. Проанализировав данные по 802 видам пауков из 31 семейства и подсемейства, Фольрат и Паркер показали, что, как правило, формы с малоподвижными, "сидячими" самками имеют карликовых бродячих самцов. Это явление особенно характерно для пауков-тенетников ("web-builders", или "пауки-паутинники" в старой русской литературе), строящих постоянную ловчую паутину (9 семейств, в т.ч. Uloboridae, Linyphiidae, Araneidae и Theridiidae) и засадчиков (Thomisidae). Наличие карликовых самцов не зависит от размера тела пауков данного вида и таким образом не имеет отношения к общей тенденции пауков к миниатюризации (свойственной по крайней мере аранеоидному комплексу [Levi, 1980]). Практически отсутствуют карликовые самцы у облигатно бродячих пауков-охотников (7 семейств, в т.ч. Lycosidae, Salticidae, Clubionidae и Gnaphosidae). Действительно, при постоянном активном передвижении в поиске полового партнера излишнее уменьшение размера самца явно невыгодно. Аналогичное явление отмечено, например, у крабов семейства Pinnotheridae.

Самцы, более активные чем самки, гибнут чаще, нарушается соотношение полов, ослабляется конкуренция между самцами. Наблюдается дестабилизация "популяции" самцов, что в общем случае может вести к расширению нормы реакции [Раутиан, 1988]. Размер тела самца становится не так важен, и возможно сокращение числа линек. Такое явление известно у пауков (самки Pholcidae [Jakob, Dingle, 1990], самцы *Nephila clavipes* [Cohn, 1990]). В большинстве случаев сокращение числа линек ведет к уменьшению размеров пауков. Другими словами, отбор на карликовость — результат внутриполовой конкуренции, связанной с изменениями в структуре смертности самцов.

Серьезное исключение из общего правила — многочисленные и разнообразные в умеренных широтах пауки-линифииды (Linyphiidae) с крупными самцами. В некоторых случаях наличие крупных самцов объясняется конкуренцией между ними (например, в роде *Linyphia* s. lato) за охрану еще не перелинявшей окончательно самки [Toft, 1989]. По-видимому, именно таким размерным соотношеним полов вызвана пониженная в этом семействе агрессивность самки по отношению к самцу (роды *Porrhomma* [Bourne, 1978] и *Linyphia* [Elgar, 1992]).

Существование внутриполовой конкуренции ничуть не мешает размерному полиморфизму самцов *Nephila clavipes*, описанному одним из авторов этой теории несколькими годами раньше [Vollrath, 1980a]. Фольрат выделил три класса самцов, причем размеры наиболее крупных лишь вдвое мельче величины самок (op. cit., fig. 1). Особенно интересно, что именно средние и крупные самцы получают преимущество при конкуренции за половозрелую самку [Vollrath, 1980a, 1987], а мелкие самцы — за неполовозрелую самку. В своей работе 1980 г. Фольрат оставил открытым вопрос: каким самцом лучше быть, крупным или мелким? Полиморфизм взрослых самцов является частным случаем общей вариабельности роста *N. clavipes*: период между линьками может варьировать от 6 до 50 дней, а уровень роста — от 1 (отсутствие увеличения размеров) до 1,5 (увеличение вдвое) [Vollrath, 1983]. Ad hoc предполагается, что это явление связано с адаптацией к изменениям в доступности пищи, поскольку показано, что пищевой фактор влияет на уровень роста.

Само существование внутриполовой конкуренции именно у пауков с сидячими самками ничего не говорит

о факторах, сокращающих жизненный цикл самца. Фольрат и Паркер не отвечают на вопрос о причинах вариабельности числа линек (дестабилизация или адаптация) и отбора на карликовость. Чисто селекционная теория должна быть дополнена эколого-физиологическим подходом.

Другие объяснения — теории Р. Жоке и Б. Мэйн. Географический стиль

По мнению Р. Жоке [Jocqué, 1983], мелкие самцы пауков — результат отбора в маргинальных сообществах, где лимитирующим фактором являются пищевые ресурсы [Jocqué, 1981]. И самцы, и самки пауков первоначально отвечают на этот отбор уменьшением размеров тела. А при улучшении условий жизни самки способны быстрее, чем самцы, вернуться к исходным размерам (что необходимо и для обеспечения репродуктивной функции). у самцов же происходит генетическое закрепление небольших размеров. Жоке показал, что в маргинальных сообществах число самцов недостаточно для удовлетворения всех самок, склонных к размножению, и последние в поисках половых партнеров мигрируют в другие, немаргинальные сообщества.

Точка зрения Жоке выглядит убедительной в приложении к продвинутым аранеоморфным паукам. Тем более что и в зоологии, и в ботанике принято считать экотонные и маргинальные сообщества местом, где происходит экологическая (по крайней мере) эволюция видов. Однако, эта теория иллюстрирует лишь некоторые стороны механизма, совершенно не касаясь популяционно-генетической и эколого-эндокринологической стороны дела.

Б. Мэйн [Main, 1990] исследовала карликовые формы норных мигаломорфных пауков, известных из Австралии и Южной Америки. Мигаломорфные пауки отличаются от аранеоморфных длительным многолетним (иногда более 20 лет) жизненным циклом, способностью к линькам во взрослом состоянии и моногамией. По мнению Мэйн, мелкий размер самцов и короткий цикл их развития позволяет им лучше приспособиться к сухости или, наоборот, к затоплению местообитаний. В полупустынных районах лучше выживают либо крупные, медленно развивающиеся формы, копающие глубокие норы и способные к нерегулярному размножению, либо сравнительно мелкие пауки, размножающиеся регулярно. В последнем случае самки живут долго, а самцы мало, но зато их больше. Таким образом, карликовость самцов формируется как адаптация к конкретным, подчас совершенно разным условиям. Однако, конкретные механизмы Мейн не рассматривает, специально оговаривая предварительность своих рассуждений. К сожалению, исследования регуляции линьки у мигаломорфных пауков до сих пор не проведены.

Существует точка зрения о том, что карликовость самцов — явление, свойственное только тропикам или по крайней мере районам с "благоприятным климатом" [Robinson, Robinson, 1978b]. К сожалению, запланированная М. Робинсоном работа на эту тему осталась незавершенной. По-видимому, речь идет о некоем "географическом стиле" или "биогеографической моде" [Любарский, 1992]. Несмотря на то, что "стилистическое понятие не становится лишним от наличия адаптационистского объяснения" (там же, с. 652), мне представляется более предпочтительным поиск последнего (в широком смысле, включая морфогенетические и физиологические причины).

Регуляция линьки и жизненный цикл пауков

Детальное изучение жизненных циклов пауков связано с рядом трудностей. Так, почти невозможно определить видовую принадлежность неполовозрелых стадий [La Salle, 1988], поэтому многие исследования проводятся исключительно в лабораторных условиях. Общеизвестны трудности в определении возраста личинок [Bonaric, 1975; Akita, 1992; и др.]. Тем не менее, к настоящему времени исследованы жизненные циклы более 50 видов пауков (сводка ранних данных см. [Levy, 1970]).

Несмотря на многочисленные эндокринологические исследования, проведенные на бродячем паукеохотнике *Pisaura mirabilis* [Bonaric, 1976, 1976a, 1977, 1977a, 1979, 1980; Bonaric, Reggi, 1977], пути регуляции линьки остаются неизученными. В экстрактах личинок *P. mirabilis* радиоиммунологическими методами выявлены экдистероиды — возможные гормоны линьки паукообразных. Показано, что инъекция раствора экдистерона вызывает наступление линьки и укорачивает следующий за этим межлиночный период. На взаимосвязь между жизненным циклом и линьками указывает обнаружение сезонных различий в чувствительности к экдистерону [Bonaric, 1977a], что свидетельствует о существовании зимней нимфальной диапаузы у *P. mirabilis*. У колониальных пауков известны случаи синхронизации линек [Fowler, Gobbi, 1988], по-видимому, при помощи химических агентов.

Физиологические причины изменчивости числа линек у пауков остаются неясными. Как и у клещей, опыты по введению ювенильного гормона не приводят здесь к возникновению дополнительных поколений — линочных стадий [Bonaric, 1979], как это отмечено для насекомых [Тихомирова, 1991].

Число линек связано и с общим размером тела половозрелых пауков. Согласно правилу Пшибрама, разработанному на последовательности личиночных стадий гемиметаболических насекомых, соседние стадии различаются в весе в среднем в 2,09, а по длине — в 1,29 раза. Это правило приложимо к некоторым паукам: скакунчикам [Faber, 1994], мигаломорфам (данные по длине головогруди см. [Marshall, Uetz, 1993]). Отклонения от правила найдены у *Argiope* spp. (промеры см. [Edmunds, 1982]).

С физиологической точки зрения, для наступления линочного периода у насекомых необходима внешняя активация эндокринных желез: растяжение брюшка или прохождение периода обязательного питания (например, гусеница должна достигнуть критического веса). Сходные результаты о роли критического веса получены недавно и на *Nephila clavipes* [Higgins, 1993]. Размер взрослых пауков, особенно самцов, часто прямо зависит от уровня питания личинок [Jakob, Dingle, 1990]. Образно говоря, абсолютный рост паука является функцией времени и веса тела [Vollrath, 1987]. Это высказывание не касается относительного роста, который не зависит от питания [Vollrath, 1983].

Чем крупнее пауки, тем большее число линек они

претерпевают [Bonnet, 1930]. Это правило действует в большинстве случаев, отклонения от общей тенденции немногочисленны [Levy, 1970]. Однако, дефинитивный размер самцов *Thomisus onustus* (Thomisidae) остается все равно меньшим, чем размер самок, вне зависимости от числа линек (от 3 до 6, см. там же; ср. тж. [Vollrath, Parker, 1992].

Для *Agelenopsis aperta* (Agelenidae) показано, что крупные самцы становятся половозрелыми раньше мелких самцов и раньше самок, что повышает их репродуктивный успех [Singer, Riechert, 1991], а у *Araneus suspicax* (= *folium*) время созревания и длительность развития не зависят от числа линек [Ramousse, 1990]. Остается неясным, почему происходят нарушения правила Пшибрама и окончательные общие размеры тела паука не всегда жестко связаны с числом линек.

Изменчивость роста во время экдизиса у *Nephila clavipes* чрезвычайно низка [Higgins, 1992]. Показано, что этот рост прямо зависит от предлиночного размера брюшка, которое, как известно, имеет более эластичную кутикулу и может сильнее растягиваться, особенно у самок. Ускорение роста — задержка линьки и увеличение тем самым брюшка — в благоприятных условиях происходит только на ранних нимфальных стадиях *N. clavipes* [Higgins, 1993]. Возможно, это связано с избеганием хищников путем быстрого увеличения своего размера (там же). Одна из совершенно неизученных причин изменения скорости роста — расход энергии на постройку паутинной сети [Higgins, Buskirk, 1992].

Наконец, дефинитивные размеры самцов пауков не могут быть не связаны с их жизненными циклами. Известно, что короткие жизненные циклы пауков (более характерные, чем длинные) более изменчивы [Canard, Ysnel, 1991]. Регуляция этой изменчивости осуществляется на стадии яйца (холодовая диапауза), личинки (число и длительность стадий) и взрослой особи (длительность созревания, роль фотопериода [K. Miyashita, 1986, 1987; и др.], и проч.). В качестве факторов, лимитирующих скорость развития, в первую очередь следует выделить температуру (в умеренном климате [Keer, Maelfait, 1988; и др.]) и доступность пищи. Когда паук много питается, сроки его развития, как правило, сокращаются [Jakob, Dingle, 1990; и др.], однако есть формы, жизненный цикл которых не зависит от уровня питания [Levy, 1970]. Степень специфичности набора факторов для конкретных таксонов пауков неясна, но можно предполагать, что максимальный уровень специфичности не превышает уровня семейства.

Задачей настоящей работы не является выделение разнообразных "типов роста" пауков (как это сделано, например, у [Levy, 1970]), тем более что количество изученного для этого материала — десятки видов из более чем 35 тысяч — крайне недостаточно.

Заключение. Понятие адаптивной дестабилизации

Следует откровенно признать, что результаты приведенного выше обзора не позволяют сделать однозначных выводов. В самых общих чертах, следуя И.И. Шмальгаузену [1968, с. 266-270], можно лишь утверждать, что изменчивость по "физиологическим" признакам в популяциях более высока, чем по морфологическим. По-видимому, такой количественный морфологический признак, как общие размеры тела, можно считать прямо обусловленным физиологически. Таким образом, более высокая, чем у других "подлинно морфологических" признаков (строение гениталий, соотношение размеров ног и тела и т.д.), изменчивость размеров тела вполне объяснима.

На настоящем уровне наших знаний по аутэкологии и эндокринологии пауков причины карликовости самцов остаются неизвестными. Ясен лишь общий биологический смысл уменьшения размеров и сокращения жизненного цикла самцов по сравнению с самками. Несмотря на отдельные исключения (см. пред. раздел), можно полагать установленной связь между изменениями дефинитивных размеров и жизненного цикла членистоногих).

В целом, значительная изменчивость размеров и жизненного цикла представляет собой адаптацию, направленную на:

1) переживание возможных неблагоприятных климатических условий ("В разнообразных условиях существования популяция становится адаптивно полиморфной" [Шмальгаузен, 1968, с. 361]),

2) предотвращение скрещивания "сиблингов", сестер и братьев одного поколения [Levy, 1970]; при сокращении сроков развития кто-то может скрещиваться с предыдущим поколением, при увеличении — с предыдущим,

3) поддержание биологической целостности таксона [Михайлов, 1994], в данном случае вида. Последний случай приложим, конечно, к крайне немногочисленным у пауков формам с многолетним жизненным циклом. Биологическая целостность таксона предполагает стремление к "обмену генами" между особями одного вида. Многолетние жизненные циклы одного и того же вида, относящиеся к соседним годам, очевидно, при отсутствии изменчивости не будут пересекаться друг с другом. Изменчивость необходима именно для установления обмена генами между ними.

Остается совершенно неясным, можно ли распространять результаты, полученные при изучении полиморфизма (в частности, миниатюризации самцов) с одного таксона (семейства, рода) пауков на другой, т.е. проводить типологические экстраполяции. По крайней мере, несовместимость жизненных циклов пауков аранеоидного комплекса, плетущих постоянную ловчую сеть и норных мигаломорфов очевидна. Вопрос о монофилии признака миниатюризации самцов в пределах отряда пауков даже не поставлен.

Для получения сколько-нибудь значимых результатов необходимо всесторонее исследование экологии, физиологии и эндокринологии хотя бы одного паука, выбранного в качестве модельного объекта. По глубине изученности к настоящему времени таким объектом может быть только *Nephila clavipes* в южных штатах США и Панаме (цикл работ Т. Кристенсена, Л. Хиггинс и Ф. Фольрата).

С другой стороны, совершенно необходимо детальное изучение жизненных циклов самых различных форм пауков. Очень важны экспериментальные исследования по выращиванию пауков в анормальных условиях (изменение режима температуры, фотопериода, уровня питания и др.). Такие работы трудоемки и поэтому немногочисленны (по гибридам см., например, [Francescoli, Costa, 1992]).

Предварительно можно указать, что карликовые самцы в первую очередь — признак подсемейств Nephilinae и Argiopinae, распространенных (первое полностью, второе — преимущественно) в тропиках. У представителей рода *Argiope*, обитающих в России (степная зона), самцы примерно в 3 раза меньше самок. Так что, возможно, все дело заключается в особенностях физиологии и жизненного цикла отдельных таксонов.

При наличии общей тенденции жизненного цикла к довольно широкой изменчивости и наличия "биологического смысла" в уменьшении размеров самцов сам факт размерного полового диморфизма не вызывает удивления.

Конкретными эволюционными механизмами, приводящими к уменьшению дефинитивных размеров самцов, могут быть и отбор в маргинальных сообществах (теория Р. Жоке), и дифференциальное вымирание самцов (теория Фольрата-Паркера), и другие, до сих пор не сформулированные обстоятельства.

По-видимому, именно к изменению жизненного цикла применима классическая картина движущего отбора [Шмальгаузен, 1968, с. 105-111]. Подлинное видообразование, связанное с изменениями морфологии, как теперь предполагается [Шишкин, 1987, 1988; Раутиан, 1988], представляет собой дестабилизацию нормы реакции в катастрофических условиях, разрушение корреляций видового уровня, расширение спектра изменчивости и лишь затем возникновение новой нормы. В целом, изменение жизненного цикла не предполагает такой дестабилизации, поскольку уже исходная изменчивость достаточно широка и при этом адаптивна.

Однако, повышенная смертность факультативно бродячих самцов пауков является признаком дестабилизации системы, причем этот фактор действует постоянно. Аналогичное утверждение отчасти должно быть справедливо и для отбора в маргинальных сообществах. Таким образом, приходится ввести новое понятие **адаптивной дестабилизации**. В отличие от подлинной дестабилизации, ведущей к нарушению всей популяции того или иного вида, адаптивная дестабилизация характерна только для определенной части популяции — в данном случае для самцов. Она поддерживает широту нормы реакции, поэтому такая дестабилизация именно адаптивна. Дестабилизация такого типа не ведет к образованию нового вида, но видимо может приводить к появлению новых, более или менее стабильных морф в пределах "старого" вида.

Литература

Вагин В.Л. 1976. Мешкогрудые раки Ascothoracida. Казань, изд-во Казанск. гос. ун-та. 141 с.

Дарвин Ч. 1936. Усоногие раки // Дарвин Ч. Сочинения. М.-Л., Биомедгиз. Т.2. С.38-94.

Креславский А.Г. 1993. Новый взгляд на адаптивную природу полиморфизма. Концепция псевдонейтральных мутаций // Журн. общ. биол. Т.54. Вып.6. С.645-658.

Любарский Г.Ю. 1992. Биостилистика и проблема классификации жизненных форм // Журн. общ. биол. Т.53. Вып.5. С.649-661.

Мариковский П.И. 1956. Тарантул и каракурт. Фрунзе, изд-во АН КиргССР. 282 с.

Михайлов К.Г. 1994. О понятии семафоронта в типологии // Журн. общ. биол. Т.55. Вып.4-5. С.459-463.

Мэйнард Смит Дж. 1981. Эволюция полового размножения. Пер. с англ. М., Мир. 271 с.

Раутиан А.С. 1988. Палеонтология как источник сведений о законах и факторах эволюции // Соврем. палеонтология. М., Недра. Т.2. С.76-118.

Тихомирова А.Л. 1991. Перестройка онтогенеза как механизм эволюции насекомых. М., Наука. 169 с.

Шишкин М.А. 1987. Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Эволюция и биоценотические кризисы. М., Наука. С.76-124.

Шишкин М.А. 1988. Эволюция как эпигенетический процесс // Соврем. палеонтология. М., Недра. Т.2. С.142-169.

Шмальгаузен И.И. 1968. Факторы эволюции. 2-е изд. М., Наука. 451 с.

Шпет Г.И., Иванько В.К. 1940. Данные об изменчивости геологически древних и молодых форм насекомых // Журн. общ. биол. Т.1. Вып.2. С.293-308.

Akita Y. 1992. Estimation method of instars of *Linyphia emphana* (Araneae: Linyphiidae) using body sizes // Acta Arachnol. Vol.41. No.2. P.215-222.

Arnquist G. 1993. Courtship behavior and sexual cannibalism in the semi-aquatic fishing spider,*Dolomedes fimbriatus* (Clerck) (Araneae, Pisauridae) // J. Arachnol. Vol.20 (1992). No.3. P.222-226.

Aviles L., Maddison W. 1991. When is the sex ratio biased in social spiders?: Chromosome studies of embryos and male meiosis in *Anelosimus* species // J. Arachnol. Vol.19. No.2. P.126-135.

Blanke R. 1974. Rolle der Beute beim Kopulationsverhalten von *Meta segmentata* (Cl.) (Araneae, Araneidae) // Forma et funct. Nr.2. S.83-94.

Bonaric J.-C. 1975. Utilisation des baremes trichobothriotaxiques comme critères d'age chez *Pisaura mirabilis* (Araneae, Pisauridae) // Ann. Sci. nat., Zool. T.17. P.521-534.

Bonaric J.-C. 1976. Effects of ecdysterone on the molting mechanisms and duration of the intermolt period in *Pisaura mirabilis* // Gen. and Comp. Endocrinol. Vol.30. No.3. P.367-372.

Bonaric J.-C. 1976a. Impact de traitements hormonaux sur le deroulement des pheromones de mue chez l'Araignée *Pisaura mirabilis* (Araneae — Pisauridae) // C.R. 3éme Colloq. Arachnol. Fr., Les Eyzies. P.1-14 (discussion, p.15-19).

Bonaric J.-C. 1977. Action de l'ecdysterone sur la reduction de durée de la periode d'intermue chez *Pisaura mirabilis* (Araneae: Pisauridae): determination de l'effet optimal par inoculation de concentrations croissantes // Arch. zool. exp. gen. T.118. No.1. P.43-51.

Bonaric J.-C. 1977a. Existence d'une diapause hivernale revelée par l'action de traitement hormonaux chez l'araignée *Pisaura mirabilis* Cl. (Pisauridae) // C.R. Acad. Sci. T.D284. No.14. P.1297-1300.

Bonaric J.-C. 1979. Effets des ecdysones et de l'hormone juvenile sur la durée du cycle de mue chez l'araignee *Pisaura mirabilis* Cl. (Araneae, Pisauridae) // Rev. Arachnol. T.2. Fasc.5. P.205-207.

Bonaric J.-C. 1980. Contribution a l'étude de la biologie du developpement chez l'araignee *Pisaura mirabilis* (Clerck, 1757). Approche physiologique des phenomenes de mue et de diapause hivernale. Thèse doct. etat. Sci. Univ. sci. et techn. Languedoc. 282 pp.

Bonaric J.-C., Reggi M.de. 1977. Changes in ecdysone levels in the spider *Pisaura mirabilis* nymphs (Araneae, Pisauridae) // Experientia. Vol.33. No.12. P.1664-1665.

Bonnet P. 1930. La mue, l'autotomie et la régéneration chez les Araignées avec une étude des Dolomèdes d'Europe // These Fac. sci. Toulouse. T.44. P.1-464.

Bourne J.D. 1978. Observations on the sexual behaviour of *Porrhomma egeria* Simon (Araneae: Linyphiidae) // Bull. Brit. Arachnol. Soc. Vol.4. Pt.5. P.221-225.

Breene R.G., Sweet M.H. 1985. Evidence of insemination of multiple females by the male black widow spider, *Latrodectus mactans* (Araneae, Theridiidae) // J. Arachnol. Vol.13. No.3. P.331-336.

Buskirk R.E. 1981. 4. Sociality in the Arachnida // Social Insects

II / Ed. H.R. Hermann. San Diego, California, Academic Press. P.281-367.
Canard A., Ysnel F. 1991. Les regulations des cycles anuels chez les araignees // Bull. groupe etude rythmes biol. T.23. No.4. P.12.
Christensen T.E. 1984. Alternative reproductive tactics in spiders // Amer. Zool. Vol.24. No.2. P.321-332.
Christensen T.E. 1990. // Contemporary Issue in Comparative Psychology / Ed. D.A. Dewsbury. Massachusetts, Sinaur, Sunderland. P.149-174.
Christensen T.E., Brown S.G., Wenzl P.A., Hill E.M., Goist K.C. 1985. Mating behavior of the golden-orb-weaving spider, *Nephila clavipes*: I. Female receptivity and male courtship // J. Comp. Psychol. Vol.99. No.2. P.160-166.
Christensen T.E., Goist K.C. 1979. Costs and benefits of male-male competition in the orb-weaving spider *Nephila clavipes* // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol.5. P.87-92.
Coddington J., Levi H.W. 1991. Systematics and evolution of spiders (Araneae) // Annu. Rev. Ecol. Syst. Vol.22. P.565-592.
Cohn J. 1990. Is it size that counts? Palp morphology, sperm storage and egg-hatching frequency in *Nephila clavipes* // J. Arachnol. Vol.18. No.1. P.59-71.
Cohn J., Christensen T.E. 1987. Utilization of resources by the male golden orb-weaving spider *Nephila clavipes* (Araneae) // J. Arachnol. Vol.15. No.2. P.185-192.
Craig C.L. 1987. The significance of spider size to the diversification of spider-web architectures and spider reproductive modes // Amer. Natur. Vol.129. No.1. P.47-68.
Downes M.F. 1981. Sexual dimorphism in *Latrodectus* // Austral. J. Ecol. Vol.6. P.289-290.
Eberhard W.G. 1979. Rates of egg production by tropical spiders in the field // Biotropica. Vol.1.4 No.4. P.292-300.
Eberhard W.G., Briceño L.R.D. 1983. Chivarly in pholcid spiders // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol.13. No.3. P.189-195.
Edmunds J. 1982. The number of instars occuring during the development of *Argiope flavipalpis* and *Argiope trifasciata* (Araneae: Araneidae) in Ghana, West Africa // Bull. Brit. arachnol. Soc. Vol.5. Pt.7. P.294-303.
Elgar M.A. 1991. Sexual cannibalism, size dimorphism, and courtship behavior in orb-weaving spiders (Araneidae) // Evolution. Vol.42. No.2. P.444-448.
Elgar M.A. 1992. Sexual cannibalism in spiders and other invertebrates // Cannibalism: Ecology and evolution among diverse taxa. Ed. M.A. Elgar, B.J. Crespi. Oxford, New York, Tokyo: Oxford Univ. Press. P.128-155.
Elgar M.A. 1993. Inter-specific associations involving spiders: kleptoparasitism, mimicry and mutualism // Mem. Queensl. Mus. Vol.33. No.2. P.411-430.
Elgar M.A., Ghaffar N., Read A.F. 1990. Sexual dimorphism in leg length among orb-weaving spiders: a possible role for sexual cannibalism // J. Zool. Vol.222. No.3. P.455-470.
Elgar M.A., Nash D.R. 1988. Sexual cannibalism in the garden spider *Araneus diadematus* // Anim. Behav. Vol.36. P.1511-1517.
Eubanks M.D., Miller G.L. 1993. Life cycle and habitat preference of the facultatively arboreal wolf spider, *Gladicosa pulchra* (Araneae, Lycosidae) // J. Arachnol. Vol.20 (1992). No.3. P.157-164.
Faber D.B. 1994. Przibram's Rule and male body-size dimorphism in *Zygoballus rufipes* (Araneae: Salticidae) // J. Zool. Vol.232. No... P.191-198.
Fisher R.A. 1956. The genetical theory of natural selection. 2nd ed. New York: Dover Publ., Inc. 291 p.
Fowler H.G., Gobbi N. 1988. Communication and synchronized molting in a colonial araneid spider, *Eriophora bistriata* // Experientia. Vol.44. No.8. P.720-722.
Francescoli G., Costa F.G. 1992. Postemergence development in *Lycosa carbonelli* Costa and Capocasale, *L. thorelli* (Keyserling), and their hybrid progeny (Araneae, Lycosidae): a comparative laboratory study // Can. J. Zool. Vol.70. P.380-384.
Gunnarsson B., Andersson A. 1992. Skewed primary sex ratio in the solitary spider *Pityohyphantes phrygianus* // Evolution. Vl.46. No.3. P.841-845.
Higgins L. 1992. Developmental plasticity and reproduction in the orb-weaving spider *Nephila clavipes* // J. Arachnol. Vol.20. No.. P.94-106.
Higgins L. 1993. Constraints and plasticity in the development of juvenile *Nephila clavipes* in Mexico // J. Arachnol. Vol.21. No.2. P.107-119.
Higgins L., Buskirk R.E. 1992. A trap-building predator exhibits different tactics for different aspects of foraging behaviour // Anim. Behav. Vol.44. No.3. P.485-499.
Jackson R.R., Wilcox R.S. 1990. Aggressive mimicry, prey-specific predatory behavior and predator recognition in the predator-prey interactions of *Portia fimbriata* and *Euryattus* sp., jumping spiders from Queensland // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol.26. No.2. P.111-119.
Jakob E.M., Dingle H. 1990. Food level and life history characteristics in a pholcid spider *Holocnemus pluchei* // Psyche. Vol.97. No.1-2. P.95-110.
Jocqué R. 1981. On reduced size in spiders from marginal habitats // Oecologia. Vol.49. No.3. P.404-408.
Jocqué R. 1983. A mechanism explaining sexual size dimorphism in spiders // Biol. Jahrb. Dodonaea. Vol.51. P.104-115.
Juberthie C. 1955. Sur le croissance post-embryonnaire des araneides: croissance lineare du corps et dysharmonies de croissance des appendices // Bull. Soc. Hist. natur. Toulouse. T.90. P.83-102.
Keer R. de, Maelfait J.-P. 1988. Laboratory observations on the development and reproduction of *Erigone atra* Blackwall, 1833 (Araneae, Linyphiidae) // Bull. Brit. Arachnol. Soc. Vol.7. Pt.8. P.237-242.
La Salle M.W. 1988. Identifying juveniles of similar spider species (Araneae) // Entomol. News. Vol.99. No.1. P.33-36.
Levi H.W. 1980. Orb-webs: primitive or specialized? // Proc. 8th Int. Congr. Arachnol. Vienna. P.367-370.
Levy G. 1970. The life cycle of *Thomisus onustus* (Thomisidae: Araneae) and outlines for the classification of the life histories of spiders // J. Zool. Vol.160. P.523-536.
Main B.Y. 1990. Dwarf males in mygalomorph spiders: adaptation to environmental hazards // Acta Zool. Fennica. Vol.190. P.273-278.
Marshall S.D., Uetz G.W. 1993. The growth and maturation of a giant spider: *Theraphosa leblondi* (Latreille, 1804) (Araneae, Theraphosidae) // Rev. arachnol. T.10., Fasc.5. P.93-103.
Miyashita K. 1986. Developmental retardation in *Dolomedes sulfureus* L. Koch (Araneae: Pisauridae) under short photoperiod // Acta arachnol. Vol.35. No.1. P.11-14.
Miyashita K. 1987. Development and egg sac production of *Achaearanea tepidariorum* (C.L. Koch) (Araneae: theridiidae) under long and short photoperiods // J. Arachnol. Vol.15. No.1. P.51-58.
Miyashita T. 1991. Male-male competition for females in the spider, *Nephila clavata*: the importance of male size and female age // 22nd Int. Ethol. Conf., Kyoto, 22-29 Aug. 1991. Abstr. Kyoto. P.81.
Miyashita T. 1992. Size composition of prey in the orb-web spider *Nephila clavata* estimated by video recordings and sight-count census // Acta Arachnol. Vol.41. No.2. P.143-148.
Nentwig W. 1985. Prey analysis of four species of tropical orb-weaving spiders (Araneae: Araneidae) and a comparison with araneids of temperate zone // Oecologia. Vol.66. P.580-594.
Newman J.A., Elgar M.A. 1991. Sexual cannibalism in orb-weaving spiders: an economic model // Amer. Natur. Vol.138. No.6. P.1372-1395.
Oxford G.S. 1983. Genetics of colour and its regulation during development in the spider *Enoplognatha ovata* (Clerck) (Araneae: Theridiidae) // Heredity. Vol.51. P.621-634.
Polesny F. 1988. Netzparasitismus eines reifen Kreuzspinnenmannchens in einem Baldachinnetz einer Linyphiiden // Pflanzenschutzberichte. Bd.49. H.3. S.140-141.
Ramousse 1990. Polymorphisme et reproduction chez les males d'une araignée orbitèle, *Larinioides suspicax* (Araneae: Araneidae) // Bull. Soc. europ. Arachnol. Hors sér. No.1.

C.R. XIIème Colloq. europ. Arachnol. Paris, 2 ou 4 juillet 1990. Paris. P.303-309.
Rijn J. van. 1984. Phylogenetical constrains in the evolution of parental care strategies in birds // Neth. J. Zool. Vol.34. P.103-122.
Robinson M.H. 1982. Courtship and mating behavior in spiders // Ann. Rev. Entomol. Vol.27. P.1-20.
Robinson M.H., Robinson B. 1978a. Developmental studies of *Argiope argentata* (Fabricius) and *Argiope aemula* (Walckenaer) // Symp. zool. Soc. Lond. No.42. P.31-40.
Robinson M.H., Robinson B. 1978b. The evolution of courtship systems in tropical araneid spiders // Symp. zool. Soc. Lond. No.42. P.17-29.
Rowell D.M., Main B.Y. 1993. Sex ratio in the social spider *Diaea socialis* (Araneae: Thomisidae) // J. Arachnol. Vol.20 (1992). No.3. P.200-206.
Ruzicka V. 1985. The size groups in the spiders (Araneae) and carabids (Col. Carabidae) // Acta Univ. Carol. Biol. (1982-1984). No.1-2. P.77-107.
Sasaki T., Iwahashi O. 1991. Terminal paternal investment in the sexually cannibalistic orb-weaving spider *Argiope aemula* (Araneae: Araneidae) // 22nd Int. Ethol. Conf., Kyoto, 22-29 Aug. 1991. Abstr. Kyoto. P.81.
Schmitt A., Schuster M., Barth F.G. 1992. Male competition in a wandering spider (*Cupiennius getazi*, Ctenidae) // Ethology. Vol.90. No.4. P.293-306.
Segers H., Maelfait J.P. 1988. Age groups and phenological aspects of the life cycle of some agelenid spiders (Araneae, Agelenidae) // Ann. Soc. roy. zool. Belg. Vol.118. No.1. P.87-88.
Segers H., Maelfait J.P. 1990. Field- and laboratory observations on the life cycle of *Coelotes terrestris* and *C. inermis* (Araneae: Agelenidae) // Bull. Soc. europ. Arachnol. Hors sér. No.1. C.R. XIIème Colloq. europ. Arachnol. Paris, 2 ou 4 juillet 1990. Paris. P.314-325.
Singer F., Riechert S. 1991. Effect of body mass on male reproduction success in the spider *Agelenopsis aperta* // 22nd Int. Ethol. Conf., Kyoto, 22-29 Aug. 1991. Abstr. Kyoto. P.145.
Toft S. 1989. Mate guarding in two *Linyphia* species // Bull. Brit. arachnol. Soc. Vol.8. Pt.2. P.33-37.
Vollrath F. 1980a. Male body size and fitness in the web-building spider *Nephila clavipes* // Z. Tierpsychol. Bd.53. P.61-78.
Vollrath F. 1980b. Why are some spiders small? A discussion including observations on *Nephila clavipes* // Proc. 8th Int. Congr. Arachnol. Vienna. P.165-169.
Vollrath F. 1983. Relative and absolute growth in *Nephila clavipes* (Arachnida: Araneae: Argiopidae) // Verh. naturwiss. Ver. Hamburg. N.F. Bd.26. P.277-289.
Vollrath F. 1986. Eusociality and extraordinary sex ratios in the spider *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae) // Behav.Ecol. Sociobiol. Vol.18. P.283-287.
Vollrath F. 1987. III. Growth, foraging and reproductive success // Ecophysiology of spiders / Ed. W. Nentwig. Berlin, Springer. P.357-370.
Vollrath F., Parker G.A. 1992. Sexual dimorphism and distorted sex ratios in spiders // Nature. Vol.360. P.156-159.
Watson P.J. 1991. Multiple paternity as genetic bet-hedging in female sierra-dome spider, *Linyphia litiginosa* (Linyphiidae) // Anim. Behav. Vol.41. No.2. P.343-360.
Wise D.H. 1987. Rearing studies with a spider exhibiting a variable phenology: no evidence of substantial genetic variation // Bull. Brit. Arachnol. Soc. Vol.7. Pt.4. P.107-110.
Yeargan K.V. 1994. Biology of bolas spiders // Annu. Rev. Entomol. Vol.39. P.81-99.